第 32 卷 第 4 期　　古脊椎动物学报　　pp. 258—266
1994 年 10 月　　VERTEBRATA PALASIATICA　　figs. 1—3, pl. I

内蒙晚中生代鸟类及鸟类飞行进化

侯 连 海
（中国科学院古脊椎动物与古人类研究所，北京 100044）

关键词　内蒙古鄂托克旗早白垩世化石鸟类

内　容　提　要

本文记述了在内蒙鄂托克旗查布苏木地区下白垩统伊金霍洛组中发现的一新的原始鸟类：成吉思汗鄂托克鸟（*Otogornis genghisi* gen. et sp. nov.）材料包括保存相当好的一对肩带、一对肱骨、前肢骨和少量羽毛印痕。特征与迄今报道的中国其它中生代鸟类不同：长骨骨壁特别原始，不是充气骨骼；肱骨近端没有气窝、远端鹰咀窝很浅等。

1990 年中-加恐龙考察队一分队，在赵喜进和 D. Russell 带领下，在鄂尔多斯盆地陶斯图河岸采集到一只不完整的鸟化石。该化石曾由董技明作过简要报道(1993)，本文是对该化石的详细研究报告。

成吉思汗鄂托克鸟(新属、新种)
Otogornis genghisi gen. et sp. nov.

（图版 I；图 1）

正型标本　左右肩胛骨和乌喙骨，一对肱骨和前肢，腕掌骨部分以及两枚不全的羽毛。古脊椎动物与古人类所标本编号 V9607。

特征　一飞行能力较差的鸟类。个体中等大小。长骨骨壁厚。肩胛骨长、厚板状。乌喙骨头膨大，远端宽板状，具滋养孔。肱骨较粗壮，短于尺桡骨，近端没有气窝，顶沟发育，三角突小；肱骨远端鹰咀窝浅，肩胛肱三头肌沟呈一深凹坑形。尺骨和桡骨长，尺骨没有次级飞羽附着乳突，骨体侧扁。掌骨不愈合，指骨末端有爪。羽毛的羽小支排列不紧密。

层位与产地　内蒙古自治区伊克昭盟，鄂托克旗，查布苏木。伊金霍洛组中上部灰褐色泥岩，早白垩世。

标本描述　为了进行比较详细的观察，将标本的一面照像之后用树脂埋藏，再将另一面修理出来，以使两面都能观察。

肩带　两肩胛骨都缺失远端，它的形态不像现生鸟类那样为长刀状，而是比较原始的长厚板状骨骼，近端有一小弯曲，这一现象与印板石始祖鸟(*Archaeopteryx lithographica* (Beer, G.R. de, 1954) 和巴伐利亚始祖鸟(*Archaeopteryx bavarica* Wellnhofer, 1993) 者相似。肩胛骨外侧面近背缘自肩胛柄 (col.) 处有一条长而窄的沟向远端伸展，这与某些现生鸟类如白鹮 (*Threkiornis aethiopica*) (涉禽)、豆雁 (*Anser fabalis*) (游禽) 和

雀鹰（*Accipiter nisus*（猛禽)的肩胛骨有些相似，只是这些现生鸟类的这条沟比较浅。大多数鸟类没有此沟。肩峰（ac.）比较突出。肩胛骨近端横宽 6mm、肩胛骨体宽约 3mm，近端的肱骨关节面（f.a.h.）比较大，呈椭圆形，位外侧面。肩胛骨的乌喙骨关节面由于两骨关节紧密而观察不到其形态特征，从关节的状况分析这个面亦相当大，可能是一斜长关节面。肩胛骨的叉骨关节面，由于左肩胛骨内侧被肱骨头覆压，右肩胛骨的近端内侧又破损，故无法断定其形态性质。

乌喙骨，尤其左侧者，除远端内侧边缘稍缺失外基本完整，其形态与大英博物馆藏始祖鸟的拱形板状不同，而与中国鸟和华夏鸟比较一致：近端比较窄细而远端宽阔，在骨体的近端处有不太显著的收缩部，乌喙骨头稍膨大。乌喙骨体中部背侧有一清晰的滋养孔（n.f.）（上乌喙骨孔），现生鸟类也有此孔，只是位置不同而已。鄂托克鸟类化石滋养孔的前部内侧有一较大的三角形突起，从解剖学位置分析，它应相当于后期鸟类的前乌喙突。乌喙骨顶部外侧面与肱骨关节，内侧面与肩胛骨关节，中间有一关节窝。乌喙骨近端构造与后期鸟类不同，内侧呈一凹沟向后伸展，这可能是向着后期鸟类乌喙骨近端的深而大的喙骨凹进化的初始阶段。乌喙骨远端最宽 7mm，虽然看不出有与胸骨广泛联系的关节面和侧突，但从远端宽阔末端看来，两者之间的联系是有可能存在的。

肱骨　左肱骨的肘面斜压在右肱骨和桡骨之上。右肱骨的掌面上半部被掌骨所覆盖。右肱骨保存非常完整，其形态与始祖鸟者（Wellnhofer, 1992）非常相似，呈微弱的"S"形，是前肢最强壮的骨骼。该骨骨壁很厚，近端没有气窝。肱骨近端顶沟（切迹）（c.g.）很发育，这一性状在后期飞行鸟类都有。但鄂托克鸟类化石这一顶沟的中间有一低的突起，将这一顶沟平分为两部分。肱骨头大，其外侧三角突（d.c.）不发育，内结节（腹结节）（in.t.）发育，明显突出。在这个结节后面没有气窝存在，仅呈一不平的凹面，内结节顶面有一杯状凹区，这就是与乌喙骨相关节的面。肱骨体中部直，由近端起始的一条浅沟至近远端消失。末端鹰咀窝（f.o.）浅，肩胛三头肌沟（s.m.sc.）与现生鸟类者差异很大，它呈一深凹而不是真正的沟。同时，这一早期鸟类的肱骨远端实际上还没有真正的屈筋突（p.f.），只是在末端内侧有一圆的突起。外侧的外上髁（ec.）也低。肱骨的掌面由于挤压呈凹面，近端肱骨头之后的韧带横沟（s.l.）长，近内侧呈一杯状构造，在横沟的下方有两个丘状突起：外侧者较高，内侧者稍低。在两突起的后面是一大的凹坑。另外，肱骨掌面外侧，看不出有肱二头肌的膨大附着面的存在，而且背结节（t.d.）也很不发育，是否已具有腘区，因骨骼覆压其上无法观察。

尺骨　比较粗壮，骨骼侧扁，近端已有还很原始的鹰咀突（o.）显现出来。掌面观，外杯状凹（e.c.）小而向外突出(图 1A)，在外杯状凹的内侧有一肩胛三头肌压痕（i.m.s.）很发育。内杯状凹基本缺失。尺骨体掌面中部似肱骨具一条纵沟（图 1A）。尺骨远端不扩展，末端仍有尺侧腕骨与之相关节。

桡骨　较尺骨细，也是一稍侧扁的骨骼，骨体很直，右侧桡骨的远端缺失，印痕很清晰，末端稍扩展。桡骨头大，顶部有一大的肱骨杯状凹（h.c.），但其下的肱二头肌结节很不发育，由于与尺骨关节在一起，桡骨的尺骨关节面观察不清。

腕掌骨　这一早期鸟类的腕骨和掌骨，仅有一尺侧腕骨保存，形态不规则。掌骨至少能观察到两个，这两个虽因埋藏而紧密靠拢在一起，但有清晰的骨缝可以看出它们没有愈

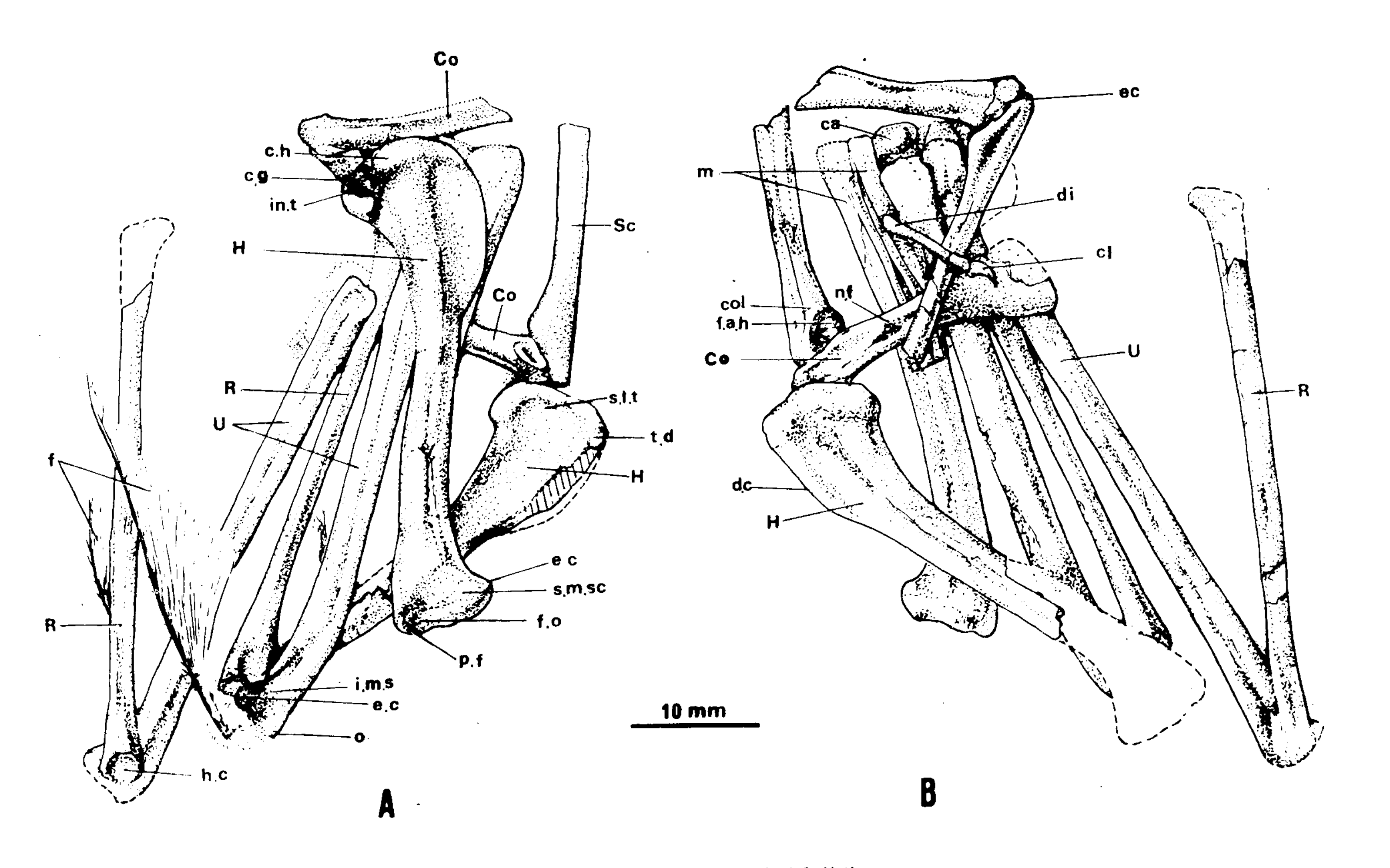


插图 1 成吉思汗鄂托克鸟，肩带和前肢。

Fig. 1 *Otogornis genghisi* gen. et sp. nov. Pectoral girdle and wing skeleton.

A. 左侧视 (left view); B. 右侧视 (right view).

合，两掌骨长短相若，粗细也一致。

指骨　可看到的有两节指骨(插图 1B)，末一节与爪的关节面很明显，爪子不太大，也不甚弯曲，尖端缺失。

羽毛　有两枚羽毛印痕，一枚比较完整位于左桡骨近端处(插图 1A)，另一枚仅剩少部分羽支位于右桡骨近端骨体的外侧（插图 1A)，保存较好的一枚羽毛其羽轴基部保存不全，辐羽也观察不清，这枚羽毛形态与已知中生代羽毛不同，仅见羽轴一侧的羽毛，另一侧几乎看不见，不知是否为不对称羽片，羽片很发育一侧的羽支数少，约 25 个，但羽小支保存很差，其构造特别是否具羽钩等无法断定。然而，由于这枚羽毛很短，羽支的数目很少，它不可能是初级飞羽。它也不可能是绒羽，因为绒羽的羽轴、羽支不分为内、外羽片。这枚羽毛很可能是小翼羽之一，因为小翼羽虽具有不对称的羽片，但羽毛很短。

比较和讨论　内蒙这一早期鸟类，从其形态特征不难看出它的原始性，最重要的是长骨都不是充气骨骼，骨壁厚，尤其肱骨没有任何气孔或气窝，从这些性状看，它较已知辽宁朝阳地区中生代鸟类都原始。其原始性似乎仅次于始祖鸟。

始祖鸟所以被认为是飞行能力很低的最原始鸟类，其主要原因除具有长尾外就是肩带骨骼太短，尤其乌喙骨短，呈椭圆形构造，而不具飞行肌肉——上乌喙骨肌（m. Supracoracoideus）发生和附着的构造。鄂托克鸟的乌喙骨长，其近端虽然没有如现生鸟类那

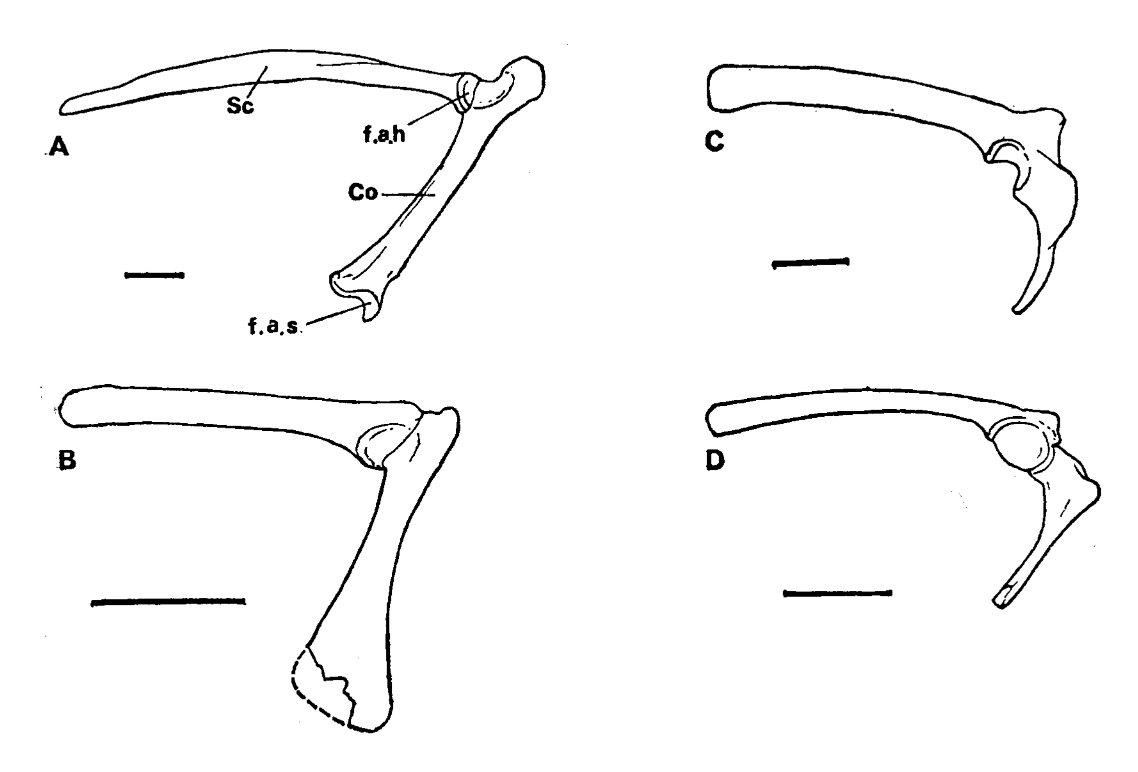


插图 2　鄂托克鸟与始祖鸟、现代鸟肩带对比。(图中比例尺均为 10mm)

Fig. 2　Comparison of pectoral girdle. A, *Phasianus colchicus*; B *Otogornis*; C. *Archaeopteryx lithographica* (after Ostrom, 1976　D. *Archaeopteryx bavarica* (after Wellnhofer, 1993) scale equals 10mm.

样具有钩状的上乌喙骨肌的超源和附着处，但它的近端已有一细的收缩部，乌喙骨头也已膨大，即具有乌喙骨肌发生的基础。其次乌喙骨的远端已发育为宽板状构造，这就给强大的胸骨喙骨肌（m. sternocoracoidei）提供了附着场所，大大增加了与胸骨关节的面积与强度，而不似始祖鸟的乌喙骨远端呈弧形构造，不具胸骨喙骨肌宽阔的附着面。鄂托克鸟的肩胛骨虽然比较直和厚，但近端的肩峰向前突出，而不像始祖鸟的肩胛骨（图 2）那样横向发展，与某些爬行动物尤其似鸟龙类比较接近。鄂托克鸟肩胛骨的肩胛体两边缘都比较圆，不像现生鸟类（图 2）呈长马刀形，上缘锋利。但它也不似始祖鸟的肩胛骨体那样厚而稍弯曲，在形态上接近中国鸟和华夏鸟。当然，鄂托克鸟的肩胛骨还不像华夏鸟的肩峰发育更向前突出。

鄂托克鸟的肱骨是该鸟形态性质最具代表性的骨骼。它较始祖鸟进步，但又较中国鸟和华夏鸟原始。始祖鸟与鄂托克鸟肱骨相似之处是骨壁厚、没有气窝和不充气；然而从大英博物馆保存的始祖鸟标本的模型及有关资料（Beer，1954）看，始祖鸟的肱骨近端仅有一肱骨头构造，很像小型似鸟龙等爬行动物（ornithomimids），而鄂托克鸟的肱骨近端已具有一般鸟类具有的顶沟（顶切迹），比较发育的内结节、很长的韧带横沟，远端已有与尺骨相关节的、虽然还很浅的鹰咀窝（图 1）等特征。始祖鸟肱骨的骨体比较细弱，远端也仅有与尺桡骨关节的两个关节髁（Ostrom，1976）。

中国鸟和华夏鸟的肱骨既有近端气窝的发育（在内结节的两侧有两个气窝），也已是充气的骨体，骨壁也比较薄，近端的内结节很发育，韧带横沟短而深。中国鸟和华夏鸟的

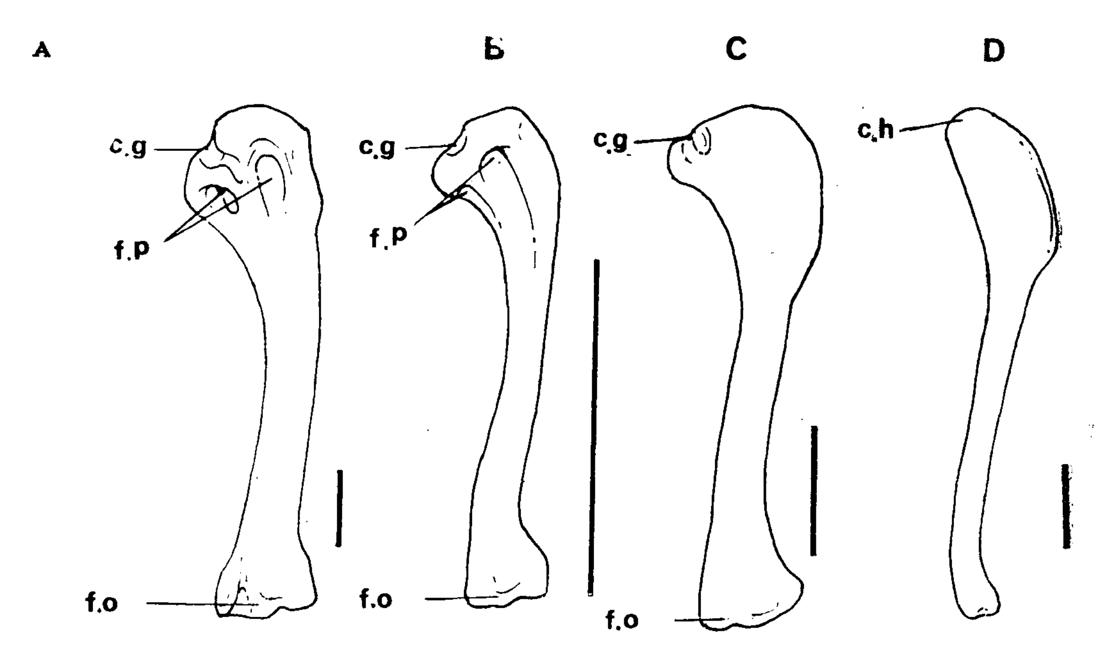


插图 3 鄂托克鸟（C）、始祖鸟（D）、华夏鸟（B）和现代鸟（环颈雉）（A）肱骨比较
（图中比例尺均为 10mm）

Fig. 3 Comparison of various avian humeri. A. *Phasianus colchicus*; B. *Cathayornis* (after Zhou etc. 1976) C. *Otogornis*; D. *Archaeopteryx lithographica* (after Ostrom, 1976) scale equals 10mm.

肱骨远端鹰咀窝深，其位置在内侧，屈筋突发育等，这些增强飞行能力构造的出现很明显较鄂托克鸟进步。

鸟类尺骨最主要的机能是连接肱骨和腕掌骨能自由的伸曲和承受强大次级飞羽的附着。因此尺骨的形态、尤其骨骼两端适应飞行构造的出现和发育程度，也是研究早期鸟类进化的一个重要方面。首先，鄂托克鸟的尺骨骨体已变得侧扁和近端稍有弯曲，支持它的桡骨骨体直，两端稍膨大，尺骨近端已具与肱骨密切关连的初级鹰咀突出现（图 1），尽管它还不是很发育，但始祖鸟的尺骨尚无这一结构发生。

鄂托克鸟的尺骨比起中国鸟和华夏鸟来则显得原始，后两种鸟类尺骨近端不但内外两杯状凹明显分离，大小各异，而且掌面的臂部肱肌压痕已较清楚，华夏鸟的桡骨末端的桡腕关节面亦较发育。

另外，鄂托克鸟的特征与南美晚白垩世的 *Enantiornis* (Walker, 1981) 有某些相似，两者与始祖鸟相似的性状为蹠骨不愈合。两者较始祖鸟进步的构造有： 1. 都具有上乌喙骨孔；2. 乌喙骨较长；3. 肱骨都有较发育的顶切迹等。然而 *Enantiornis* 较鄂托克鸟具有许多进步的性质，诸如乌喙骨近端已有上乌喙肌沟，乌喙骨远端已有明显的胸骨乌喙骨肌压痕，以及远端已有发育的乌喙胸骨突和末端关节面呈狭长的凹面等。另一方面，*Enantiornis* 的肱骨已具较发育的气窝，为充气骨骼，肱骨远端的鹰咀窝已移至内侧和屈筋突很发育等。总之，鄂托克鸟虽然与 *Enantiornis* 鸟有某些相似的构造，但形态的某些相似并不表明两者在系统位置上有必然的联系。由于鄂托克鸟自身的特征，而*Enantiornis* 又具有许多与后期鸟类更接近的性状以及其特化性（如第 4 蹠骨相对细而窄等），再加上鄂托克鸟与 *Enantiornis* 时代和地理的差距，故鄂托克鸟与 *Enantiornis* 不应为同一亚纲的成员。

总观世界早期鸟类化石资料，除最原始的不具真正飞行能力的始祖鸟之外，鄂托克鸟可能是唯一骨骼不充气和构造相对原始的已知鸟类。鄂托克鸟虽然前肢形态构造已具备了鸟类飞行的基本要素，但它的肱骨没有减轻翼重量的气窝构造，其他长骨骨壁也很厚等，显示其飞行能力与始祖鸟比较，没有飞跃性的进化。这样，鄂托克鸟就在始祖鸟与包括中国鸟、华夏鸟和朝阳鸟在内的早白垩世鸟类之间填补了一个鸟类进化环节。

孙艾玲教授修改文稿，董枝明先生、周忠和同志对本稿提出宝贵意见，侯晋封先生精心绘制插图，张杰同志摄制图版，在此一并致谢。

（1993 年 12月25日收稿）

参 考 文 献

侯连海、刘智成，1984：甘肃早白垩世鸟化石兼论早期鸟类的进化。中国科学 B 辑，第 3 期，250—255。
侯连海、张江永，1993：辽宁早白垩世早期一鸟化石。古脊椎动物学报，**31**(3)，217—224。
周忠和、金帆、张江永，1992：辽宁中生代早期鸟类化石的初步研究。科学通报，第 5 期，435—437。
张俊峰，1992：山东莱阳中生代晚期昆虫群及其古生态特征。科学通报，第 5 期，431—434。
de Beer, G. 1954 *Archaeopteryx lithographica*: a study based on the British Museum specimen. London: British Museum (Natural History). 1954, 29.
Dong Zhi-ming, 1993: A Lower Cretaceous enantiornithine bird from the Ordos Basin of Inner Mongolia, People's Republic of China. Can. J. Earth Sci. 30. 2177—2179.
Feduccia, A., 1993: Evidence from claw geometry Indicating Arboreal habity of *Archaeopteryx*. Science, **259**, 790—793.

Martin, L. D., 1983: The origin of birds and of avian flight. Curr. Ornithol., **1**, 105—129.
Olson, S. L. and Feduccia, A., 1979a: Flight capability and the pectoral girdle of *Archaeopteryx*. Nature, **278**, 247—248.
Ostrom, J. H., 1973: The ancestry of birds. Nature, 242, 136.
————., 1976: *Archaeopteryx* and the orgin of birds. Biol. J. Lin. Soc., **8**(2), 91—182.
Walker, C. A., 1981: New subclass of birds from the Cretaceous of South America. Nature, **292**, 51—53.
Wellnhofer, P., 1992: A new specimen of *Archaeopteryx* from the Solnhofen Limestone. Papers in Paleontology honoring Piecee Brodkorb (K. E. Campbell, Jr., ed.), Science Series Natural History Museum of Los Angeles County, no.3—23.
————., 1993: Das siebte Exeplar von *Archaeopteryx* aus den Solnhofener Schichten. Sonderdruck aus *Archaeopteryx*, 11:1—48; Solenhofer Aktien-Verein AG. Natursteinwerke. Maxberg 1. 91807 Solnhofen.

A LATE MESOZOIC BIRD FROM INNER MONGOLIA

Hou Lianhai

(*Institute of Vertebrate Palaeontology and Palaeoanthropology, Academia Sinica, Beijing* 100044)

Key words Inner Mongolia; Late Mesozoic; bird.

Summary

A new fossil bird (*Otogornis genghisi* gen. et sp. nov.) is introduced on the basis of the description of the pectoral girdle and wing bones of a skeleton from Lower Cretaceous of Inner Mongolia, China. The specimen was collected by a field team of the Sino-Canadian Dinosaur Expedition. It was preserved in the grey-green mudstones of the Yijinhuoluo Formation in Otogqi. This bird represents the earliest records of avian fossil in China.

Otogornis genghisi gen. et sp. nov.

Holotype Pectoral girdle and wing elements. (IVPP V 9607)

Horizon and Locality Yijinholuo Formation (Early Cretaceous); Chaibu-Sumi, Otog-qi, Yikezhao-meng, Inner Mongolia.

Diagnosis A medium-sized bird. Long bones thick-walled. Acromion of scapula protruding forward. Coracoid with expanded head and broad plate-shaped distal end. Humerus relatively strong and shorter than radius and ulna, pneumatic fossa absent, capital groove prominent, deltoid crest not developed, olecranal fossa shallow, sulcus for m. scapulotricipitis deep and hollow. Radius and ulna long. Metacarpals unfused. Digits with claws. Barbules of feather not tightly arranged.

Etymology Generic name refers to the fossil locality; specific name refers to Genghis who was the first emperor of the Yuan Dynasty in China.

Description and Discussion The specimen is fairly well-preserved. The scapula is

long and flat. The proximal part of the coracoid is narrow and slender, while its distal end is broad. The head of the coracoid is slightly expanded, with a nutrient foramen on the shaft of the coracoid. A groove on the internal side of the proximal end of the coracoid extends posteriorly. The humerus is a slightly "S" shaped bone. There is no pneumatic fossa on its proximal end. The capital groove of the humerus is developed, with a process in it. The head of the humerus is large. The deltoid crest of the humerus is not developed, but the internal tuberosity is developed. The olecranal fossa on the distal end of the humerus is shallow. There is no true proc. flexorius. The sulcus lig. transversus at the proximal end of the humerus is long. The ulna is relatively strong. The olecranon and external cotyla of the ulna are small. Impressio m. scapulotricipitis of the ulna is greatly developed. The distal end of the radius is straight. Metacarpals are unfused. Metacarpal II is similar to metacarpal III in length and width. There is only one carpal shown which is irregular in shape. One digit is preserved with claw. The feather was unperfectly preserved.

Otogornis genghisi possesses a combination of primitive and derived features which indicate an intermediate form between ***Archaeopteryx*** and Later forms, such as ***Sinornis***, ***Cathayornis***, and ***Chaongia***. It is primitive in that its long bones are thick-walled, and the humerus lacks any pneumatic fossa or pneumatic foramen.

To be compared with the short coracoid of ***Archaeopteryx***, the coracoid of ***Otogornis*** is long, its head is expanded, the distal end is broad plate-shaped, and rather closely related with sternum. The acromion of ***Otogornis*** scapula protrudes forward.

The humerus of ***Otogornis*** and ***Archaeopteryx*** are common in absent of pneumatic fossa and thick bone wall. Yet ***Otogornis*** has the following derived characters: (1) a capital groove on the humerus; (2) the internal tuberosity is developed; (3) sulcus lig. transversus and fossa olecrani present.

Otogornis is also more advanced than ***Archaeopteryx*** in having an obvious olecranon, which is slightly curved and laterally compressed.

Otogornis has the following characters shared with the Late Cretaceous ***Enantiornis***: (1) a straight scapula; (2) coracoid long, with a supra-coracoid foramen; (3) humerus with a capital groove. However, the latter shows its more advanced feature in the presence of a sulcus m. supracoracoidei at the coracoid and pneumatic fossa at the humerus.

插图简字说明

ac—— acromion 肩峰
Ca—— Carpal 腕骨
cl—— claw 爪
c.g—— capital groove (incisura capitis) 顶沟(顶切迹)
c.h—— caput humeri 肱骨头
Co—— Coracoid 乌喙骨
col—— collum scapulae 肩胛柄
d.c—— deltoid crest (crista pectoralis) 三角突(胸突嵴)
ec—— ectepicondyle 外上髁
di—— digit 指骨
e.c—— external cotyla 外杯状凹
f—— feather 羽毛

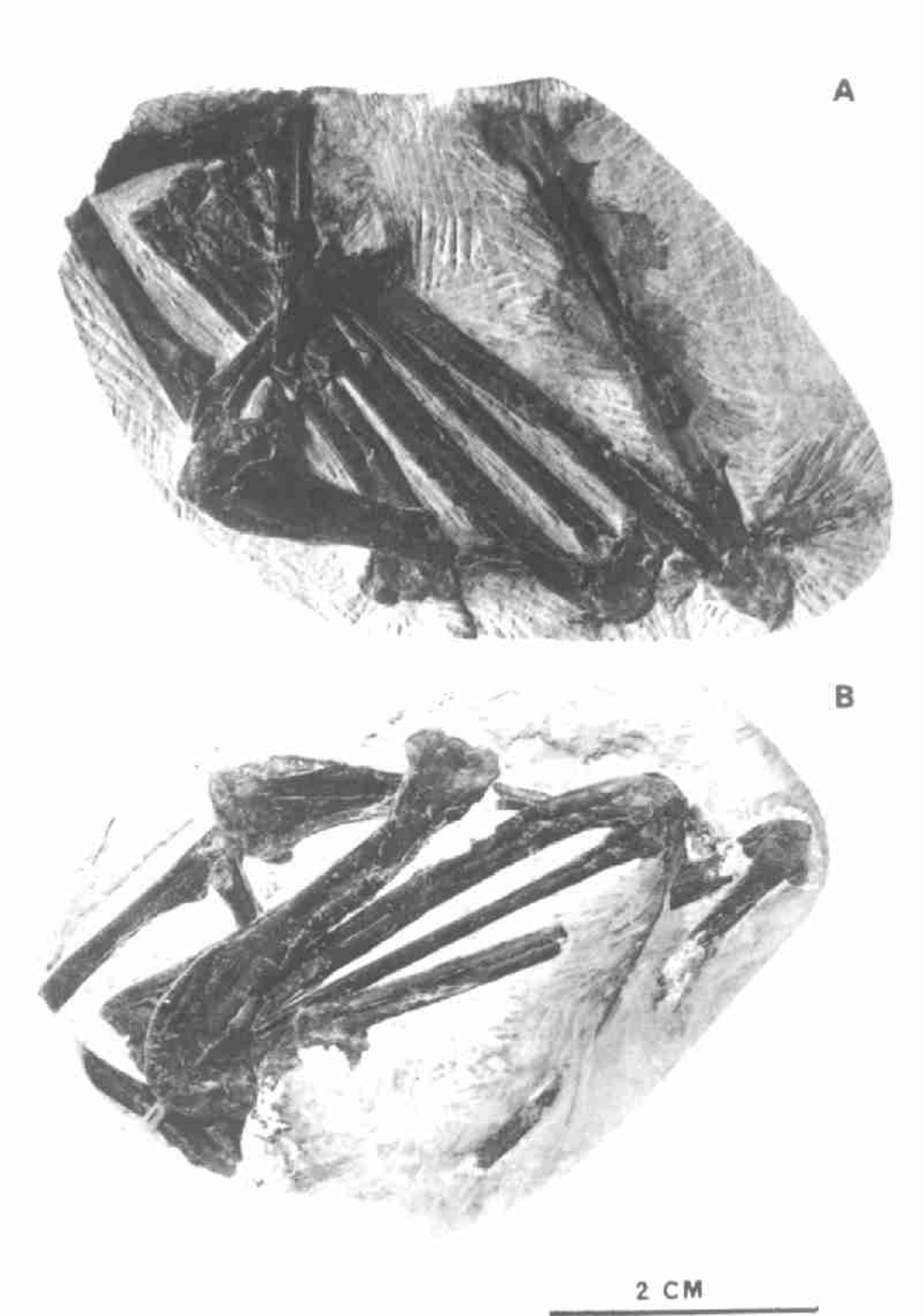
f.a.h—— facies artic humeralis 肱骨关节面
f.a.s—— facies artic sternalis 胸骨关节面
f.o—— fossa olecrani (olecranal fossa) 鹰咀窝
f.p—— fossa pneumotricipitalis 气窝
H—— Humerus 肱骨
h.c—— humeral cotyla 肱骨杯状凹
i.m.s—— impressio m. scapulotricipitis 肩胛三头肌压痕(迹)
in.t—— internal tuberosity (tuberculum ventrale) 内结节(腹结节)
m—— metacarpal 掌骨
n.f—— nutrient foramen 滋养孔
o—— olecranon 鹰咀突
p.f—— proc. flexorius 屈筋突
R—— Radius 桡骨
Sc—— Scapula 肩胛骨
s.l.t—— sulcus lig. transversus 韧带横沟
s.m.sc—— sulcus m. scapulotricipitis 肩胛三头肌沟
t.d—— tuberculum dorsale 背结节
U——Ulna 尺骨

图版说明 (Explanations of plate)

图 版 I (Plate I)

成吉思汗鄂托克鸟(新属新种)
Otogornis genghisi gen. et sp. nov.

肩带和前肢 (Shoulder girdle and wing skeleton) × 2
A. 左侧视, A. left view;
B. 右侧视, B. right view.


A
B
2 CM